

УДК 595.122

© 1990

СТРОЕНИЕ ТЕГУМЕНТА ЦЕРКАРИЙ МИКРОФАЛЛИДНЫХ ТРЕМАТОД

К. В. Галактионов, И. И. Малкова

Впервые приводится описание ультраструктуры покровов церкарий сем. Microphallidae. Тегумент зрелых личинок *Microphallus* sp. Podlipajev, 1979, *M. claviformis*, *Levinseniella brachysoma* и *Maritrema subdolum* представлен наружной синцитиальной пластинкой, заполненной секреторными включениями нескольких типов. Цитоны и протоки субтегументальных клеток отсутствуют. Покровы церкарий рода *Microphallus* имеют типичное для личинок трематод строение. У церкарий *L. brachysoma* поверхность тегумента несет ламеллы; шипы подразделяются на две части: заостренное на переднем конце короткое массивное тело и длинную тонкую ножку, контактирующую с базальной мембраной. У личинок *M. subdolum* поверхность покровов формирует языковидные выросты, каркасом которых служат видоизмененные шипы. Прослежено развитие тегумента в ходе морфогенеза церкарий всех перечисленных видов. Показано, что у эмбрионов вначале формируется синцитиальная пластинка тегумента, к которой в дальнейшем последовательно подсоединяются различные типы субтегументальных железистых клеток.

В современной литературе имеется значительное число работ, посвященных описанию ультраструктуры покровов трематод на разных стадиях жизненного цикла (Erasmus, 1977; Threadgold, 1984; Галактионов, Добровольский, 1989, и др.). Однако целый ряд таксонов выпал из поля зрения исследователей. К их числу принадлежит сем. Microphallidae, объединяющее наиболее специализированных представителей отряда Plagiorchiida. Последнее обстоятельство делает ультраструктурные исследования микрофаллид весьма привлекательными, так как они могут дать материал для понимания путей морфологической эволюции высших трематод. Ниже приводятся первые данные о строении тегумента четырех видов церкарий, относящихся к подсем. Microphallinae и Maritrematinae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюски *Hydrobia ulvae* и *Littorina saxatilis*, зараженные микрофаллидами, были собраны в 1985—1986 гг. на литорали Белого моря (Кандалакшский и Онежский заливы). Для ультраструктурных исследований выбраны формы, систематическое положение которых было ранее установлено по метациркулиям, выращенным экспериментально (Подлипаев, 1979; Галактионов, 1985, 1988). Это виды *Maritrema subdolum* Jagerskiöld (подсем. Maritrematinae), *Microphallus claviformis* Brandes и *Levinseniella brachysoma* Jagerskiöld (подсем. Microphallinae), использующие в качестве первого промежуточного хозяина моллюсков *H. ulvae* и *Microphallus* sp. Podlipajev, 1979, первым промежуточным хозяином которого служат *L. saxatilis*. Спороцисты, содержащие зрелых и развивающихся церкарий микрофаллид, вырезались вместе с окружающей тканью из висцерального мешка инвазированных моллюсков. Их фиксация и последующая обработка осуществлялась по методикам, описанным ранее (Малкова, 1989). Просмотр срезов велся на трансмиссионных электронных микроскопах JEM 100 В и JEM 1200 EX.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Тегумент зрелых церкарий 4 исследованных нами видов микрофаллид представлен наружной синцитиальной пластинкой, лишенной ядер. У личинок рода *Microphallus* она относительно толстая (1.2—1.8 мкм) с гладкой внешней поверхностью, над которой выступают только концы шипов (рис. 1, 1, 2). С внешней плазматической мембраной ассоциирует гликокаликс (рис. 1, 2, 3). Шипы имеют конусовидную форму, несколько изогнуты вдоль продольной оси и направлены заостренными передними концами к заднему краю тела церкарии. Спереди каждый шип окружает инвагинация тегумента, которая доходит до уровня начала его передней трети. Выступающая над поверхностью синцитиальной пластинки часть шипа ограничена плазматической мембраной. Сам шип состоит из материала средней электронной плотности, имеет кристаллическую структуру и обнаруживает решетчатую исчерченность (рис. 1, 2, А). Его наружный слой в передней части, вплотную прилегающей к апикальной плазматической мембране тегумента, сильно уплотнен. Расширенное основание шипа примыкает к базальной мембране, образующей здесь инвагинацию, которую повторяет и базальная пластинка. В месте контакта шипа и базальной мембраны отчетливо выявляется тонкая полоска электроноплотного материала (рис. 1, 1, 2). На некоторых электронограммах в этом районе различается и небольшое утолщение базальной пластинки.

Вся толща тегумента зрелых церкарий рода *Microphallus* заполнена многочисленными секреторными включениями, ограниченными плазматической мембраной (рис. 1, 2, 3). Непосредственно под наружной мембраной синцитиального слоя локализуются мелкие осmioфильные гранулы (сг1). У церкарий *M. claviformis* они имеют вид палочек и располагаются более или менее хаотично, тогда как у личинок *Microphallus* sp. эти включения дисковидной формы и ориентированы перпендикулярно поверхности тегумента (рис. 1, 3). Глубже лежат крупные и средних размеров округлые электроноплотные гранулы (сг2 и сг3 соответственно), а также круглые крупные гранулы, имеющие волокнистое содержимое (сг4). Последние сосредоточены преимущественно в тегументе вентральной стороны тела церкарии, где часто сливаются друг с другом, образуя обширные секреторные поля (рис. 1, 1). Кроме секреторных включений в базальной части тегумента личинок рода *Microphallus* обнаруживаются мелкие овальные митохондрии и пузырьки предположительно пиноцитозной природы.

Синцитиальная пластинка покровов (толщина 1.8—2.5 мкм) церкарий *L. brachysoma* характеризуется неодинаковым строением в разных частях тела. Поверхность дорсальной и латеральной сторон несет редко расположенные короткие ламеллы, ориентированные перпендикулярно продольной оси тела (рис. 1, 4). На вентральной стороне, особенно в ее центральной части, пластинчатые выросты значительно выше, анастомозируют друг с другом, образуя густую ячеистую структуру (рис. 1, 5). Шипы наиболее сильно развиты в передней трети тела личинки и отсутствуют на вентральной стороне в районе ламеллярной сети. Строение шипов своеобразно. Они состоят собственно из тела шипа, локализующегося в апикальной части синцитиальной пластинки и тонкой длинной ножки, которая пронизывает толщу тегумента и прилегает к базальной мембране (рис. 1, 4, А). Тела несколько изогнуты вдоль продольной оси и ориентированы таким образом, что их заостренные передние концы направлены назад. Спереди тела шипов окружает инвагинация тегумента, доходящая до начала ножки, сзади они опираются на цитоплазматический валик. Выступающую над поверхностью тегумента часть шипа плотно облегает наружная плазматическая мембрана. Шип состоит из материала средней электронной плотности, который в его теле, как видно на некоторых электронограммах, обнаруживает кристаллоидную структуру. Поверхностный слой шипа уплотнен.

В месте контакта ножки с базальной мембраной, образующей здесь инвагинацию, наблюдается тонкая полоска высокой электронной плотности (рис. 1, 4). Базальная пластинка повторяет инвагинации базальной мембраны. На ряде электроннограмм видно, что в этих местах она, как и у церкарий рода *Microphallus*, несколько утолщена (рис. 1, 4).

Тегумент всех отделов тела церкарии заполнен секреторными включениями, ограниченными плазматическими мембранами (рис. 1, 5). В апикальном слое синцития, как и у личинок *M. claviformis*, обнаруживаются мелкие палочковидные гранулы с электронноплотным содержимым, расположенные перпендикулярно наружной плазматической мембране. Крупные и средних размеров округлые осmioфильные гранулы доминируют в среднем слое тегумента, а большие круглые включения с волокнистым секретом — в базальном. Следует отметить, что первые многочисленны в тегументе дорсальной и латеральных сторон тела церкарии, а последние — вентральной, где они могут сливаться друг с другом, образуя, как и у личинок рода *Microphallus*, секреторные поля (рис. 1, 6). Митохондрии мелкие, овальной формы, со светлым матриксом. Они встречаются редко и обычно в районе базальной мембраны тегумента.

Поверхность зрелых церкарий *M. subdolum* образует языковидные выросты, сгруппированные в продольные ряды (рис. 2, 1, А). Суженные свободные концы выростов закруглены и направлены в сторону задней оконечности тела личинки. Выросты разделяют глубокие инвагинации тегумента, напротив которых обнаруживаются впячивания базальной мембраны, повторяемые базальной пластинкой. Внутри каждого выроста находится шип, сходный по строению с вышеописанным для *L. brachysoma*, но в отличие от последнего сильно уплощенный в поперечном направлении. Тело шипа занимает суженную концевую часть выроста и построено из материала средней электронной плотности, отчетливо обнаруживающего решетчатую исчерченность (рис. 2, 1). Наружный слой уплотнен, его толщина максимальна у острия шипа и на его фронтальной стороне. Срединный слой продолжается в виде длинной тонкой пластинки (ножка), которая тянется вдоль переднего края выроста и прилегает к впячиванию базальной мембраны (рис. 2, 1, А). В местах контакта различим тонкий поперечный слой высокой электронной плотности.

В тегументе дифференцируется 3 типа ограниченных мембраной осmioфильных секреторных включений: в апикальном слое — многочисленные мелкие палочковидные тельца, ниже них — крупные палочковидные гранулы и круглые включения с гранулярным содержимым (рис. 2, 1). В районе базальной мембраны тегумента в значительном числе встречаются крупные митохондрии со светлым матриксом и небольшим количеством крист. Здесь же локализируются многочисленные мелкие пузырьки, возможно, пиноцитозной природы.

Наблюдения за формированием тегумента в ходе морфогенеза церкарий показали, что ранние стадии этого процесса у личинок четырех исследованных нами видов протекают сходно (рис. 3). У эмбрионов с обособленным зачатком хвоста тегумент представлен тонкой безъядерной синцитиальной пластинкой, апикальная поверхность которой образует короткие бугорчатые выросты (рис. 2, 2). В электронно-светлой цитоплазме присутствуют митохондрии, цистерны шероховатого ЭПР, свободные рибосомы и пиноцитозные пузырьки, особенно многочисленные в базальной части. Зачатки шипов обнаруживаются в виде узких поперечных столбиков из материала средней электронной плотности, концы которых заходят в бугорки наружного слоя синцития (рис. 2, А). Уже на этой стадии формирования шипов составляющий их материал в местах прилегания к апикальной и базальной мембранам тегумента заметно уплотнен. Базальная пластинка тегумента очень тонка и несплошная. На более поздних стадиях морфогенеза церкарий наружный синцитий утолщается, провизорные шипы вытягиваются в длину и приобретают конусовидную форму. Их заостренные концы, выступающие над поверхностью тегумента, покрыты наружной

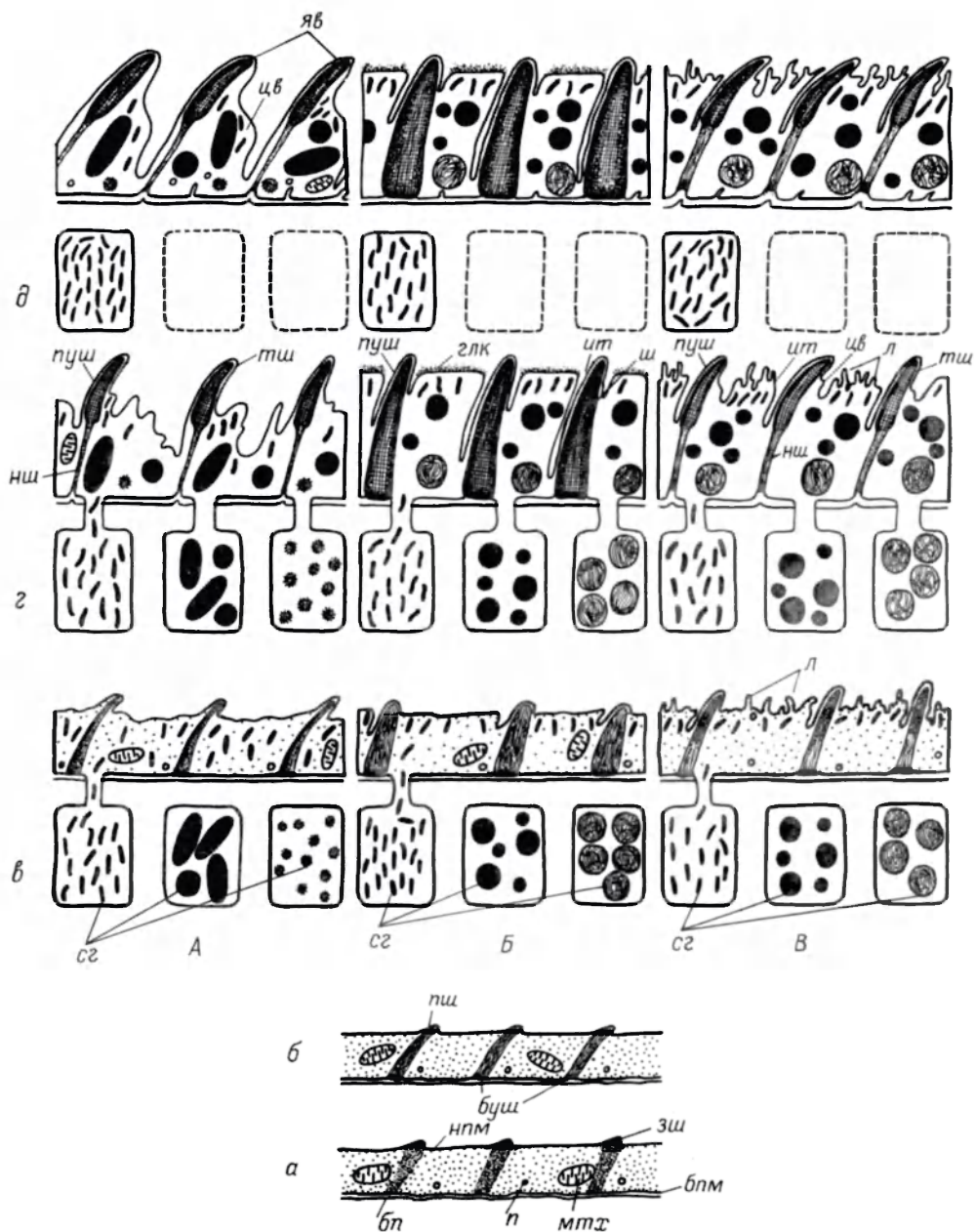


Рис. 3. Развитие тегумента церкарий микрофаллидных трематод.
 А — *Maritrema subdolum*; Б — род *Microphallus*; В — *Levinseniella brachysoma*.
 Обозначения, как на рис. 1, 2.

Fig. 3. Development of tegument of cercariae of microphallid trematodes.

плазматической мембраной, а расширенные основания контактируют с базальной мембраной. От шипов зрелых церкарий они отличаются меньшей электронной плотностью и волокнистым матриксом, не обнаруживающим еще кристаллоидной структуры. Базальная пластинка становится сплошной и образует утолщения у основания шипов (рис. 2, 3, 4).

На последующих этапах развития микрофаллидных церкарий тегумент начинает приобретать видоспецифичные черты (рис. 3). В первую очередь это определяется появлением различий в дифференциации шипов и поступлением в наружный синцитий разнородного секреторного материала. Секрет продуцируется субтегументальными железистыми клетками, которые локализуются в наружном слое паренхимы развивающихся церкарий. Их зачатки обнаруживаются на самых ранних из описываемых в настоящей работе стадиях морфогенеза. Параллельно с накоплением секрета клетки увеличиваются в размерах и формируют многочисленные отростки. Последние прорастают между мышечными пучками кожно-мускульного мешка, прободают базальную пластинку и присоединяются к базальной мембране тегумента. Мембраны в зоне контакта разрушаются, и секрет субтегументальных железистых клеток по образующимся цитоплазматическим мостикам поступает в наружный синцитий. Первыми, как правило, устанавливают контакт с тегументом железистые клетки, продуцирующие мелкие осmioфильные палочковидные (у *Microphallus* sp. — дисковидные) гранулы, обнаруженные в апикальной цитоплазме покровов всех исследованных нами видов микрофаллидных церкарий. Примерно в это же время шипы у зародышей церкарий рода *Microphallus* становятся массивными (рис. 1, Б), а у *L. brachysoma* и *M. subdolum* вытягиваются в длину и подразделяются на тело и ножку (рис. 1, А, В). У последнего вида шипы заметно уплощаются и их тела оказываются внутри формирующихся языковидных выростов покровов. На поверхности тегумента *L. brachysoma* появляются короткие ламеллы (рис. 2, 5).

Вскоре к наружной пластинке покровов присоединяются отростки субтегументальных железистых клеток, продуцирующих круглые включения с гранулярным содержанием у церкарий *M. subdolum* и крупные гранулы с волокнистым матриксом у исследованных личинок подсем. Microphallinae. Практически одновременно в наружный синцитий начинает поступать и секрет желез, производящих крупные палочковидные включения у церкарий *M. subdolum* и два типа осmioфильных гранул у *M. claviformis*, *Microphallus* sp. и *L. brachysoma*. Первые из двух описанных типов субтегументальных железистых клеток сосредоточены на вентральной стороне тела развивающихся церкарий, вторые — на дорсальной и латеральных. С этим обстоятельством связано неоднородное распределение вырабатываемого ими секрета в тегументе разных участков тела зрелых личинок. Параллельно с накоплением секрета в тегументе происходит и доразвитие шипов: они получают характерную для шипов зрелых церкарий форму, утолщается электронноплотный слой в передней части и у основания, матрикс приобретает кристаллоидную структуру. Завершается и формирование присущих зрелым личинкам структур поверхности тегумента: языковидных выростов — у *M. subdolum*, ламелл — у *L. brachysoma*, инвагинаций вокруг переднего края шипов — у представителей подсем. Microphallinae. Базальная мембрана тегумента образует инвагинации в районе основания шипов, повторяемые также и базальной пластинкой. На конечных этапах морфогенеза церкарий опорожненные цитоны субтегументальных клеток дегенерируют. Дольше всех сохраняются тела клеток, продуцирующих мелкие палочковидные осmioфильные гранулы. Они обнаруживаются даже у вполне сформированных церкарий, однако цитоплазматические отростки, соединяющие цитоны и наружный тегумент, не выявляются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представленный материал демонстрирует значительное разнообразие в строении покровов церкарий трех самых крупных родов сем. Microphallidae. Тегумент представителей рода *Microphallus* наиболее полно соответствует морфологическому типу, характерному для личинок гермафродитного положе-

ния большинства изученных к настоящему времени видов трематод (обзоры: Threadgold 1984; Галактионов, Добровольский, 1987). Близки к нему и покровы *L. brachysoma*, обнаруживающие, однако, целый ряд специфических черт. Прежде всего это ранее не описывавшаяся в литературе продольная дифференциация шипов на два отдела: тело и ножку. Кроме того, следует отметить неоднородность в строении тегумента разных участков тела и наличие ламелл, образующих на вентральной стороне ячеистую структуру. Ламеллы и микроворсинки не характерны для тегумента церкарий и обнаружены лишь у некоторых представителей сем. Brachylaemidae и Dicrocoeliidae (Zdarska, 1983; Zdarska e. a., 1983; Нестеренко, 1984) и на брюшной присоске личинок *Podocotyle staf-fordi* (Gibson, 1974). Покровы *M. subdolum* выделяются благодаря присутствию многочисленных языковидных выростов, укрепленных каркасом из модифицированных шипов. Сходная структура тегумента, судя по электронограмме (fig. 4a, p. 228) из работы Бенджамина и Джеймса (Benjamin, James, 1987), имеет место и у церкарии *Maritrema linguilla*. По-видимому, она свойственна и другим видам этого рода. Необходимо также указать, что тегумент *M. subdolum* существенно отличается от аналогичной структуры исследованных видов родов *Microphallus* и *Levinseniella* и по характеру секреторного материала.

Таким образом, представители двух основных подсемейств (Microphallinae и Maritreminae) микрофаллидных трематод наряду с известными макроморфологическими признаками оказываются обособленными и по тонкому строению покровов церкарий. Наличие серьезных модификаций наружного синцитиального слоя на уровне родов одного семейства говорит о высокой специализации личинок микрофаллид. Отмеченные различия в строении покровов зрелых церкарий во многом определяются морфологией шипов. Последние, что было продемонстрировано в настоящей работе, в ходе морфогенеза всех исследованных нами личинок закладываются одинаково и проходят в своем развитии стадию тонких конусовидных структур с фиброзным матриксом. На основе этой конструкции формируются как шипы представителей рода *Microphallus* — типичные по своему строению для церкарий трематод, — так и образования, присущие *L. brachysoma* и *M. subdolum*, ранее у трематод не отмечавшиеся.

Рост шипов связан с конденсацией составляющего их материала, которым, как показали работы, выполненные на личинках *Schistosoma mansoni*, оказались молекулы белка актина (Cohen e. a., 1982; Abbas, Cian, 1987). Вполне сформированные шипы, таким образом, представляют собой агрегаты кристаллов актина, чем и определяется отчетливо выявляющаяся у них решетчатая исчерченность. Исследованиями последних лет установлено, что под базальной пластинкой тегумента трематод и цестод проходит слой промежуточных филаментов, которым приписывается роль интеграторов наружной синцитиальной пластинки тегумента и мускулатуры кожно-мускульного мешка (Abbas, Cian, 1987; Fukuda e. a., 1987; Holy, Oaks, 1987). У марит *S. mansoni* утолщения слоя промежуточных филаментов наблюдаются у основания шипов (Abbas, Cian, 1987). Авторы описания предполагают, что с их помощью обеспечивается функциональное объединение шипов с подлежащими мускульными волокнами. По-видимому, отмеченные нами утолщения базальной пластинки у основания шипов микрофаллидных церкарий на самом деле являются узлами этого слоя промежуточных филаментов и выполняют сходную функцию. Целиком весь слой не разрешается, так как обнаруживается только при использовании специальных методов фиксации, рассчитанных на выявление цитоскелетных образований (Abbas, Cian, 1987; Fukuda e. a., 1987; Holy, Oaks, 1987).

Наблюдения за развитием тегумента микрофаллидных церкарий подтверждают доминирующую в современной трематодологической литературе точку зрения на происхождение этого образования (Hockley, 1973; Meuleman, Holzmann, 1975; Göbel, Pan, 1985; Halton, McCrae, 1985; Fukuda, 1986, и др.). Согласно ей, в ходе морфогенеза личинок гермафродитного поколения вначале

формируется наружный синцитиальный слой покровов, а затем к нему присоединяются субтегументальные железы. Последние развиваются из независимых от тегумента зачатков и не являются, как предполагалось до недавнего времени (Bils, Martin, 1966; Dixon, 1970, и др.), погруженными в глубь паренхимы цитонами наружного синцития. Различные типы субтегументальных железистых клеток, обнаруженные нами у исследованных церкарий микрофаллид, представляют собой так называемые чехлообразующие и мукоидные железы, выявленные ранее на светооптическом уровне (Галактионов, 1986; Галактионов, Добровольский, 1987). Особенности их ультраструктуры и секреторного цикла требуют специального описания, которое будет нами дано в следующем сообщении.

Список литературы

- Галактионов К. В. Микрофаллидные трематоды из моллюсков *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1977) Белого моря (Тез. докл. регион. конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря»). Архангельск, 1985. С. 95—96.
- Галактионов К. В. Эволюция морфогенеза гермафродитного поколения трематод семейства Microphallidae (Тез. докл. 4-го Всесоюз. симпози. «Паразиты и болезни водных беспозвоночных»). М., 1986. С. 30—31.
- Галактионов К. В. Церкарий и метацеркарий *Levinseniella brachysoma* (Trematoda, Microphallidae) из беспозвоночных Белого моря // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 4. С. 304—311.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Гермафродитное поколение трематод. Л., 1987. 192 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Паразиты в экосистемах северных морей // Жизнь и среда полярных морей. Л., 1989. С. 199—218.
- Малкова И. И. Ультраструктура хвостового придатка микрофаллидных церкарий (Trematoda, Microphallidae) // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 2. С. 159—165.
- Нестеренко Л. Т. Функциональная морфология наружных покровов партенит, личинок и марит трематоды *Euritrema pancreaticum* (Janson, 1889): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1984. 25 с.
- Подлипаев С. А. Партениты и личинки трематод литоральных моллюсков Восточного Мурмана // Экологич. и эксперимент. паразитология. Л. 1979. Вып. 2. С. 47—101.
- Abbas M. K., Cian G. D. Actin and intermediate-sized filaments of the spines and cytoskeleton of *Schistosoma mansoni* // Parasitol. Res. 1987. Vol. 73, N 1. P. 66—74.
- Benjamin L. R., James B. L. The development of the metacercaria of *Maritrema linguilla* Jäg., 1908 (Digenea: Microphallidae) in the intermediate host, *Ligia oceanica* (L.) // Parasitology. 1987. Vol. 94, N 2. P. 221—231.
- Bils R. F., Martin W. E. Fine structure and development of the trematode integument // Trans. Am. microsc. Soc. 1966. Vol. 85, N 1. P. 78—88.
- Cohen C., Reinhardt B., Castellani L., Norton P., Stihewalt M. Schistosome surface spines are «crystals» of actin // J. Cell Biol. 1982. Vol. 95, N 3. P. 987—988.
- Dixon K. E. Absorption by developing cercariae of *Cloacitrema narrabeenensis* (Philophthalmidae) // J. Parasitol. 1970. Vol. 56, N 4. P. 416—417.
- Erasmus D. A. The host-parasite interface of trematodes // Adv. Parasitol. London. 1977. Vol. 15. P. 201—242.
- Fukuda K. Differentiation and degeneration of tegumental cells in adult lung fluke, *Paragonimus* sp. (Trematoda: Troglotremitidae) // Int. J. Parasitol. 1986. Vol. 16, N 2. P. 147—156.
- Fukuda K., Fujino T., Hirata M. Ultrastructural characterization of tegumental spines of the adult lung fluke, *Paragonimus westermani* // Z. Parasitenk. 1987. Vol. 73, N 1. P. 95—97.
- Gibson D. I. Aspects of the ultrastructure of the daughter sporocyst and cercaria of *Podocotyle staffordi* Miller, 1941 (Digenea: Opcoelidae) // Norw. J. Zool. 1974. Vol. 22, N 4. P. 237—252.
- Göbel E., Pan J. P. Ultrastructure of the daughter sporocyst and developing cercaria of *Schistosoma japonicum* in experimentally infected snails, *Oncomelania hupensis hupensis* // Z. Parasitenk. 1985. Vol. 71, N 2. P. 227—240.
- Halton D. W., McCrae J. M. Development of the tegument and alimentary tract in a digenetic trematode, *Fellodistomum fellis* // Parasitology. 1985. Vol. 90, N 1. P. 193—204.
- Hockley D. J. Ultrastructure of the tegument of *Schistosoma* // Adv. Parasitol. London. 1973. Vol. 11. P. 233—305.
- Holy J. M., Oaks J. A. Mechanical integration of muscle, tegument and subtegumental tissues by anchoring fibrils and microfibrils in the cestode *Hymenolepis diminuta* // Tissue and Cell. 1987. Vol. 19, N 6. P. 881—891.
- Meuleman E. A., Holzmänn P. J. The development of the primitive epithelium and true tegument in the cercaria of *Schistosoma mansoni* // Z. Parasitenk. 1975. Vol. 45, N 2. P. 307—318.

- Threadgold T. L. Parasitic platyhelminths // Biol. Integument. Berlin e. a. 1984. Vol. 1. P. 132—191.
- Zdarska Z. Ultrastructure of the cercaria of *Brachylaimus aequans* // Folia Parasitol. 1983. Vol. 30, N 2. P. 189—192.
- Zdarska Z., Nesterenko L. T., Fedoseenko V. M. Ultrastructure of the tegument of *Eurytrema pancreaticum* cercariae // Folia Parasitol. 1983. Vol. 30. P. 257—261.

Мурманский
морской биологический институт,
КНЦ АН СССР,
Дальние Зеленцы

Поступила 15.08.1986
после доработки 25.12.1989

THE STRUCTURE OF TEGUMENT OF MICROPHALLID TREMATODES CERCARIAE

K. V. Galaktionov, I. I. Malkova

Key words: tegument, cercaria, microphallid trematode

SUMMARY

The tegument of mature cercariae of *Microphallus* sp. Podlipajev, 1979, *M. claviformis*, *Levinseniella brachysoma* and *Maritrema subdolum* consists of the outer syncytial layer filled with several types of secretory inclusions. Cytons and subtegumental cell ducts are absent. Covers of *Microphallus* cercariae have structure typical of larvae of trematodes. The tegument surface of *L. brachysoma* cercariae carries lamelli, spines are divided into two parts: short massive body sharpened at forend and long thin stalk connected with basal membrane. The tegument surface of *M. subdolum* larvae forms tongue-like protrusions, modified spines serve as their frame. The development of tegument of the above species during cercaria morphogenesis has been traced. It is shown that at first in embryos syncytial lamina of the tegument is formed. Within it rudiments of spines have been detected as narrow transversal columns of mediate electron density. Henceforward syncytial layer has thickened, provisory spines have become conic, their matrix has become fibrous. Then the joining of protrusions of subtegumental glandular cells to outer syncytium has begun. These cells have been arranged into three types depending on the character of secret produced. The spines have acquired the species-specific structure. In members of the genus *Microphallus* they have become massive, and both in *L. brachysoma* and *M. subdolum* they have lengthened and subdivided into body and stalk. Spines of *M. subdolum* have flattened appreciably, their bodies have been found within tegumental tongue-like protrusions.

Вклейка к статье К. В. Галактионова и др.
Inset to the paper of K. V. Galaktionov et al.

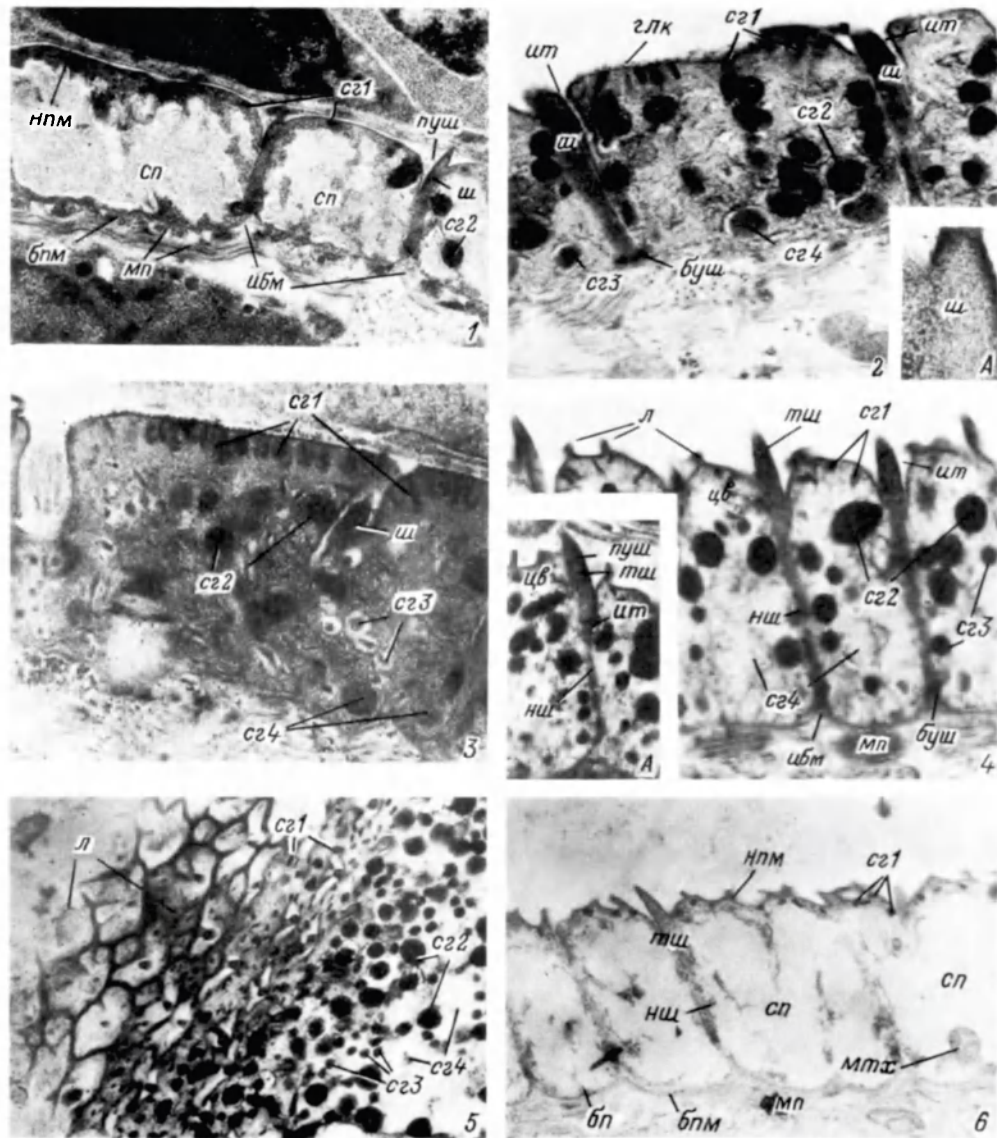


Рис. 1. Строение тегумента микрофаллидных церкарий.

1 — тегумент вентральной стороны тела церкарии *Microphallus claviformis*, $\times 14\,400$; 2 — тегумент дорсальной стороны тела церкарии *Microphallus* sp., $\times 30\,882$; 2A — шип тегумента церкарии *Microphallus* sp., $\times 58\,333$; 3 — тегумент дорсальной стороны тела церкарии *Microphallus* sp., $\times 31\,500$; 4 — тегумент дорсальной стороны тела церкарии *Levinseniella brachysoma*, $\times 31\,111$; 4A — тегументальный шип церкарии *L. brachysoma*, $\times 17\,778$; 5 — тегумент вентральной стороны тела церкарии *L. brachysoma*, $\times 14\,857$; 6 — тегумент вентральной стороны тела церкарии *L. brachysoma*, $\times 18\,000$; бп — базальная пластинка; бпм — базальная плазматическая мембрана; буш — базальное уплотнение шипа; глк — гликокаликс; ибм — инвагинация базальной мембраны; ит — инвагинация тегумента; л — ламеллы; мп — мышечные пучки; мтх — митохондрии; нпм — наружная плазматическая мембрана; нш — ножка шипа; пуш — поверхностное уплотнение шипа; сг — секреторные гранулы; сп — секреторные поля; тш — тело шипа; цв — цитоплазматический валик; ш — шип.

Fig. 1. Structure of tegument of microphallid cercariae.

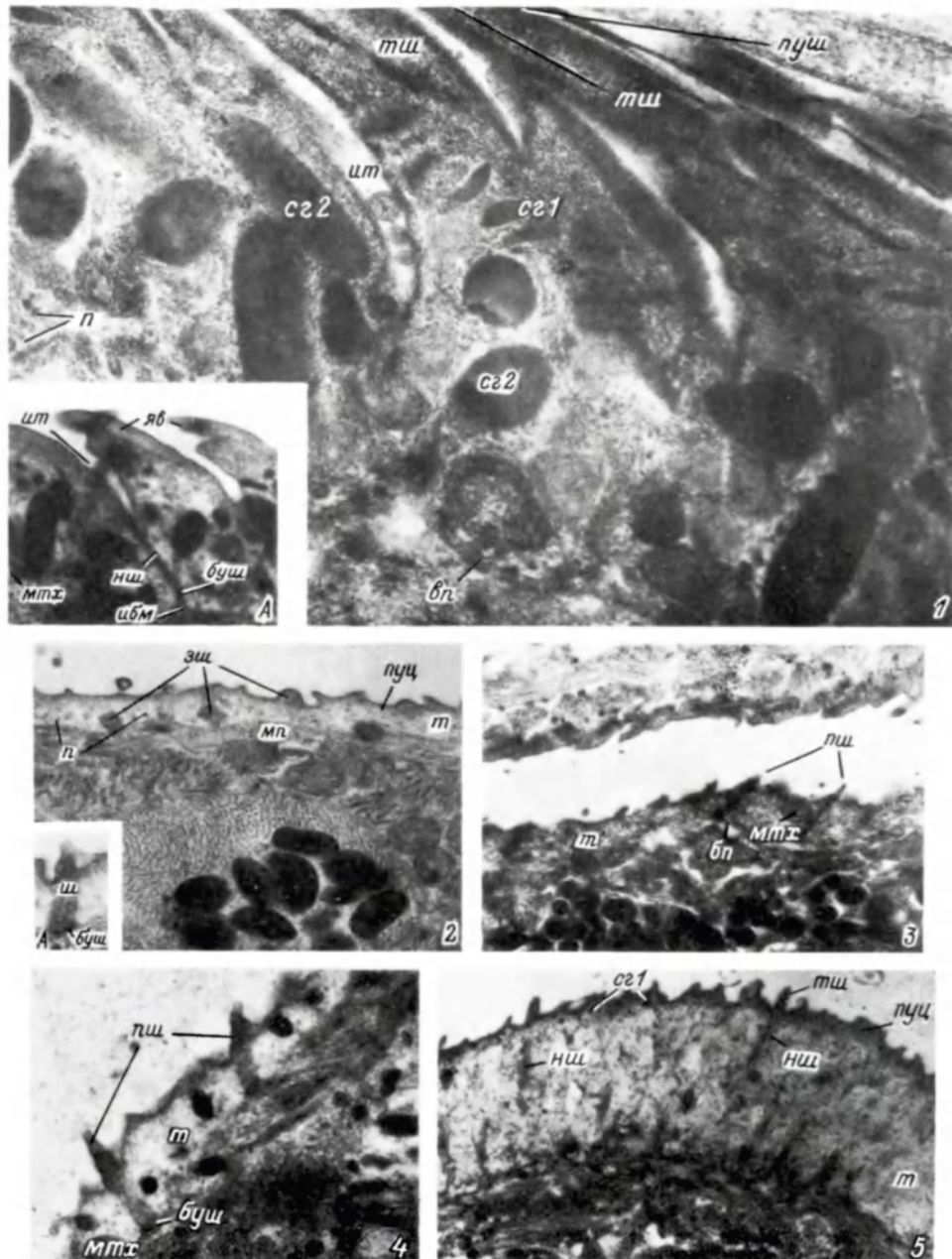


Рис. 2. Строение тегумента микрофаллидных церкарий (продолжение).

1 — тегумент церкарии *Maritrema subdolum*, $\times 76\,923$; 1A — строение тегументальных шипов церкарии *M. subdolum*, $\times 33\,333$; 2 — тегумент молодой церкарии *Levinseniella brachysoma*, $\times 24\,444$; 2A — провизорный шип молодой церкарии *L. brachysoma*, $\times 38\,636$; 3 — тегумент молодой церкарии *M. subdolum*, $\times 17\,037$; 4 — тегумент молодой церкарии *L. brachysoma*, $\times 30\,000$; 5 — тегумент молодой церкарии *L. brachysoma*, $\times 30\,000$; зш — зачатки шипов; пуш — поверхностное уплотнение цитоплазмы; т — тегумент; яв — языковидный вырост.

Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Structure of tegument of microphallid cercariae (continuation).